



TITLE:

# ポプラの二次師部の構造

AUTHOR(S):

南光, 浩毅; 佐伯, 浩; 原田, 浩

---

CITATION:

南光, 浩毅 ...[et al]. ポプラの二次師部の構造. 京都大学農学部演習林報告 1974, 46: 179-189

ISSUE DATE:

1974-12-14

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/191570>

RIGHT:

# ポプラの二次師部の構造

南 光 浩 毅・佐 伯 浩・原 田 浩

## Structure and Development of the Secondary Phloem in *Populus euramericana* GUINIER

Hiroki NANKO, Hiroshi SAIKI and Hiroshi HARADA

### 目 次

要 旨.....	179	3. 観察結果と考察.....	180
1. はじめに.....	179	引用文献.....	184
2. 材料と方法.....	180	Résumé .....	184

### 要 旨

ポプラの二次師部の発達経過および二次師部中での師管と師部放射組織の形態変化、さらには師部繊維の分化と壁層構造について観察し、次の結果を得た。

(1) 二次師部の分化は師管・柔細胞群に始まり、その後師部繊維群と師管・柔細胞群が交互に分化し、最後に師管・柔細胞群を分化して生長を終える傾向があった。

(2) 休止期の形成層帯の師部側に、分裂を行なった後生長を止めている細胞が認められた。これらの細胞は次の年に師管・柔細胞群に分化してゆくと考えられる。

(3) 成熟した師管においても師板付近には常に核が認められた。

(4) 師部放射組織は二次師部中でさまざまな形態変化を生じた。特に dilation が顕著であった。ほとんどの sclereid は放射組織細胞起源で、師部繊維群と交差する部分の細胞から変化する傾向が認められた。

(5) 師部繊維群は次に形成された師管・柔細胞群によって形成層から分離されたのち、侵入生長を行なうと考えられる。生長休止期までにはすべての師部繊維は内腔がほとんどなくなるほどに肥厚していた。crystaliferous strand の分化は師部繊維群の分化と同時にその周縁で起った。

(6) 偏光顕微鏡で見ると師部繊維壁に内外二層が認められ、フィブリル傾角は内層が30°~40°、外層が60°~70°であった。

### 1. は じ め に

広葉樹の二次師部は一見して複雑な構造を持っている。このように見える原因は、構成要素細胞の種類や形態、またそれらの配列パターンの多様性にもよるが、それよりも二次師部中で起こる二次的な構造変化が大きく影響しているものと考えられる。二次師部は師管が通導機能を有している conducting phloem と機能を失なった nonconducting phloem からなっており、この両者の間の構造変化は著しい。特に nonconducting phloem 中では一般に師管は原形質を失な

って変形し、師部放射組織あるいは師部柔細胞が樹幹の周囲の増大に伴って dilation を起こすといった現象が認められる。また柔細胞が sclereid に変化する傾向がある。一方 conducting phloem 中においても季節によって師管の形態（特に師管の内容物や師板のカロス）に大きな変化が生ずる。

以上述べた理由から二次師部の構造を理解するには、二次師部中に起こるさまざまな変化に着目しなければならない。

CHEADLE と ESAU や EVERT は二次師部の分化と形態変化について精力的に研究を行なった。<sup>2,3)</sup> *Populus* においては二次師部を含む樹皮の形態について詳細な記載を行なった CHANG の研究があるが、その分化発達過程をあつかった研究は少ない。<sup>4)</sup>

本研究では、特にポプラの二次師部の発達経過と、二次師部中での師管と師部放射組織の形態変化、および師部繊維の分化と壁層構造について光学顕微鏡を使って観察を行なった。

この研究にあたり、終始御援助下さった木材構造学研究室各位に心からお礼申しあげる。

## 2. 材料と方法

材料は農学部演習林本部苗畑に植栽されているポプラ (*Populus euramericana* GUINIER) の若木から、1973年5月15日・7月18日・12月1日の3回採取し、グルタルアルデヒド固定、あるいはグルタルアルデヒド・四酸化オスミウム二重固定した後、常法によりエポキシ樹脂に包埋した。

また同年6月12日に伐採した4年生供試木の種々の樹高から、樹皮・形成層・木部を含む5mm角のブロックを切り出し、重合度1540の PEG に包埋、スライディングミクロトームで木口・まさ目・板目の  $20\mu$  の切片を作製した。切片は水洗後サフラニン・ライトグリーンの二重染色を行ない、師部の概要を観察するために用いた。また酢酸カーミンによる核の染色も行なった。

エポキシ樹脂包埋試料からは超ミクロトームで  $1\mu\sim 1.5\mu$  厚の木口およびまさ目切片を作製し、位相差顕微鏡と偏光顕微鏡<sup>5)</sup>で師部各構成要素の配列や師部繊維のフィブリル傾角を調べた。また塩化カルシウムヨウ素染色による観察も行なった。

さらにヤマト大型回転式ミクロトームに超ミクロトーム用ナイフ（日本ミクロトーム研究所製）またはガラスナイフをセットし、包埋試料から  $5\mu$  厚の木口・まさ目・板目切片を作製した。この切片をサフラニン染色し、師部の発達段階を観察した。また師部各構成要素の木化度を調べるためフロログルシン・塩酸反応を行なった。

## 3. 観察結果と考察

Photo 1 に示されるように、二次師部の横断面を見ると、厚壁の細胞群と薄壁の細胞群がそれぞれ tangential band をつくり交互に配列しているのが認められる。これらの band を構成する細胞の種類を検討した結果、厚壁の細胞群は師部繊維と sclereid、薄壁の細胞群は師管・伴細胞・柔細胞からなる細胞群であることが分かった (photo 2, 3, 4 参照)。また photo 1 の NCP で示される部分では半径方向に押しつぶされた薄壁の細胞（主として師管）が現われ、また放射組織細胞の形状の変化、列の乱れなどが認められる。このような変化は一般に師管が機能を失っていることを示すとされていることから、矢印より上側は nonconducting phloem、下側は conducting phloem であると考えられる。この両者の間における師管と放射組織の形態変化の詳細については3—2と3—3で述べる。以上述べたような *Populus euramericana* の二次師部

構成要素の形態と配列は、*Populus tremuloides* のそれとよく似たものと考えられる。<sup>4)</sup>

### 3-1 二次師部の発達経過

Photo 2 は5月15日における二次師部の分化状態を示している。この時すでに第1の師管・柔細胞群 (SP<sub>1</sub>) が分化を終えている。また第1の師部繊維群 (F<sub>1</sub>) になると考えられる薄壁の細胞 (F<sub>P</sub>) が、その形成層側に第2の師管・柔細胞群 (SP<sub>2</sub>) が分化を始める ことにより、radial file を保ったまま形成層から分離されている。

7月18日では photo 3 に示されるように、F<sub>1</sub> と SP<sub>2</sub> はすでに分化を完了しており、さらに第2の師部繊維群 (F<sub>2</sub>) は肥厚中である。F<sub>2</sub> は F<sub>1</sub> より幅が狭い (Photo 3)。

12月1日では photo 4 に示されるように、第3の師管・柔細胞群 (F<sub>3</sub>)、最後に第4の師管・柔細胞群 (SP<sub>4</sub>) が分化して生長を終えているのが観察された。F<sub>3</sub> は F<sub>2</sub> と同様に幅が狭い。この時形成層帯を観察すると、師部側の1~2層の細胞の中に垂層分裂あるいは細胞の corner を区切るような分裂を行なったまま生長を停止している細胞が認められた (photo 5)。これは師管要素の precursor が分裂して師管要素と伴細胞を生じた後、生長を停止したものと考えられる。春における二次師部の分化が師管・柔細胞群に始まることも考えあわせると、最初に分化を始める第1の師管・柔細胞群は、前年の生長を終える時期にすでに分化の方向を決められていると推定される。

越冬した phloem initial から生長期の始めに師管・伴細胞群が最初に分化してくる例がセイヨウナシ、ハリギリなどにおいて報告されているが、これらにおいて最初に分化・発達する師管・伴細胞が前年において分化の方向を決められた状態にあったかどうかについては触れられていない。

次に二次師部において生長層 (年輪) の識別ができるかどうかを検討するため、1973年6月12日に伐採した供試木から地上高別に切り出した試料を使って、木部の年輪数と二次師部の構造を対照した。前述のように生長層はすべて師管・柔細胞群に始まると考えられる。前年最後に分化した組織が同様に師管・柔細胞群であった場合 (この例が多いと思われる)、例えば photo 3 にみられるように今年最初の師管・柔細胞群と前年最後の師管・柔細胞群 (SP') とでは、細胞の径や細胞壁の厚さサフラニン染色性 (前年のものが濃色) などが異なり、年輪界として識別される。しかし前年と前々年あるいはそれ以前となると、この識別法は適用できない。また生長終期に師部繊維群が形成される場合も年輪界を定めることはできない。一方、繊維細胞群をみると一生長

Table 1 Growth increments in the secondary phloem

The number of annual increments in the xylem	Growth increments in the secondary phloem															
	Ca	1			2					3					4	
1	Ca	SP <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	SP <sub>1</sub>												
2	Ca	SP <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	SP <sub>1</sub>	SP <sub>3</sub>	F <sub>2</sub>	SP <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	SP <sub>1</sub>							
3	Ca	SP <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	SP <sub>1</sub>	SP <sub>3</sub>	F <sub>2</sub>	SP <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	SP <sub>1</sub>	SP <sub>3</sub>	F <sub>2</sub>	SP <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	SP <sub>1</sub>		
4	Ca	SP <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	SP <sub>1</sub>	SP <sub>3</sub>	F <sub>2</sub>	SP <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	SP <sub>1</sub>	SP <sub>3</sub>	F <sub>2</sub>	SP <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	SP <sub>1</sub>	SP <sub>3</sub>	F <sub>2</sub>

Growth increments in the secondary phloem are distinguished from each other comparing with the number of annual increments in the xylem, although the boundary between SP<sub>1</sub> of the increment more than 2 years old and SP<sub>3</sub> of the former increment is arbitrarily determined. Usually F<sub>1</sub> is wider and makes a more continuous tangential band than F<sub>2</sub>. Ca: cambium, SP: sieve tubes-parenchyma group, F: fibers group. Collected June 12, 1973.



期の第1番に分化したものは幅が広く、2次、3次となるとそれが狭くなる傾向がみられる。これが普遍的なものか否かなお検討しなければならないが、これは生長層の区分に役立つものであろう。このような考えにもとづいて木部の年輪数に対応する二次師部の生長層を Table 1 にまとめた。なお問題点はあるが、形成層から3～4年以内ぐらいでは二次師部の年輪の識別は可能と考えられる。

### 3-2 師管の変化

Photo 2, 3 などにおいて師管要素の precursor が分裂して、師管要素と伴細胞への分化を始めたと推定できる状況がみられる。分裂してできた二つの細胞のうち大きい方が放射方向および接線方向にふくれて師管要素となり、小さい方は伴細胞となって行くものと考えられる。縦断切片でみると、形成層帯から分離して間もないと考えられる師板の構造は明瞭に観察できず、師板付近の果粒の数も少なかった。またこのような師管は球状の透明な核を持っており、この核には仁が認められた (Photo 6)。

分化後かなり時間が経過し、すでに機能していると考えられる師管の師板付近には多くの果粒が存在した (Photo 7)。また核が認められるが (矢印)、本実験に供試した *Populus euramerica* では、成熟した師管要素は必ずと言ってよいほど師板付近に1個の核を持っていた。この核は分化中の師管要素に見られたものとは異なり、不透明で直径が7～9 $\mu$ の球状をしていて仁は認められなかった。またこの核は酢酸カーミン、酢酸メチルグリーン、サフラニンで染色された。

一般に、成熟した師管要素は核を持たないとされてきたが、最近になって *Populus tremuloides* Michx. 他12種の広葉樹の成熟した師管要素は核を持つことがあると EVERT<sup>8)</sup>らは報告している。

12月1日に採取した試料では、早期に分化した第1と第2の師管・柔細胞群の師管は内容物を全く失ない師板の構造が明瞭に観察された。しかし第3と第4の師管・柔細胞群の師管ではコースと思われる物質が沈着して師板が非常に厚く見えた (Photo 4 矢印)。また師管要素の核は大きく変形しており、膨潤したりすでに分解して残渣のようになっているのが観察された。

前年あるいはそれ以前に分化した師管は、放射方向につぶれはじめ、内容物を失い、師板や側壁の師域の構造が明瞭に観察された。したがってポプラでは生長期の始めにできた師管はその生長期の終りにはほとんど機能を失なった状況にあるとも考えられる。

### 3-3 師部放射組織の形態変化

形成層の放射組織細胞の板目断面は方形あるいは軸方向に長い矩形をしており、ほとんど細胞間隙を持たずに配列している (Photo 8)。成熟し機能しているところでは単列、同性であるが放射柔細胞の横断面は丸みをおびた矩形あるいは軸方向に長い楕円形を呈し、上下の接触部分は少なくなって細胞間隙が顕著であった (Photo 7)。nonconducting phloem に達するとその断面は一層丸くふくれ (Photo 9)、さらに外側の部分では接線方向に長い楕円体となり、また多列に配列しているのが認められる (Photo 10)。これは師部放射組織が dilation している部分である。師部繊維群の tangential band をつらぬく部分で師部放射組織が dilation すると、このように師部繊維を引き離すようなかたちになる。また dilation した放射組織の中にはシュウ酸カルシウムの集晶 (druse) を持つ細胞があった。

Sclereid には放射柔細胞起源のもの (Photo 10, 11) と師部柔細胞起源のものが観察されたが、そのほとんどは放射柔細胞起源のものであった。放射柔細胞は nonconducting phloem において、師部繊維群の tangential band と交差する部分で sclereid に変化する傾向が強く認められ

た。また師部柔細胞でも同様に師部繊維群と接しているものが sclereid になる場合が多かった。sclereid の壁はラメラ構造をしており (Photo 11), 強く木化していた。また sclereid は必ず肥厚した壁中にシュウ酸カルシウムの結晶を埋め込んだ柔細胞を伴っていた。

### 3-4 師部繊維の分化と壁層構造

5月15日の段階で、第1の師部繊維群になる細胞群は、その形成層側に新たな師管・柔細胞群が分化して来ることにより、始めてそれと認められた (Photo 2)。この時師部繊維となる細胞群の radial file はあまり乱れておらず、細胞壁を偏光顕微鏡で観察したところ複屈折現象は認められなかった。またまさ目切片で観察すると、師部繊維になる細胞群の形成層側およびその反対側にある柔細胞ストランドが部分的にさらに小さな chamber に分裂し、すでにシュウ酸カルシウムの小さな結晶が出来ているのが認められた (Photo 12)。これは成熟した師部繊維群の周縁に存在し、結晶を含む crystalliferous strand が分化している段階を示している。

Photo 3 に示される肥厚中の師部繊維群 (F<sub>2</sub>) では侵入生長を行なった結果 radial file は乱れていた。フロログルシン・塩酸反応を行なったところ、肥厚中の師部繊維相互間の細胞間層のみが木化していた。この時 crystalliferous strand 中には結晶が大きく生長しており、師部繊維に接した壁が肥厚して結晶がすでにその中に半ば埋まっているものもあった。

12月1日採取試料では、本年分化したすべての師部繊維は肥厚してほんのわずかに細胞内腔を残すのみであった (Photo 4)。crystalliferous strand の師部繊維に接する側の壁は肥厚・木化し、結晶がほとんど埋め込まれたような状態となっていた (Photo 13)。フロログルシン・塩酸反応によると、肥厚した二次壁はわずかに木化しているにすぎないことが分った。

EVERT<sup>3)</sup> は二次師部の繊維細胞を2種類に分類して、紡錘形始原細胞から直接分化し、侵入生長を行って conducting phloem 中で成熟するものを phloem fiber, nonconducting phloem 中の柔細胞から生じ、侵入生長して成熟時には phloem fiber とは区別がたいものを fiber-sclereid とした。ポプラの師部繊維は、形成されたその年に肥厚がほとんど完成していると思われること、また nonconducting phloem の細胞構成を観察して柔細胞から繊維細胞に変化したとみられる現象が認められなかったことから、EVERT の言う phloem fiber であると考えられる。

師部繊維の横断切片を偏光顕微鏡の十字ニコル下で検鏡すると、師部繊維は光輝の度合の異なる内外2層に分かれ、外層は内層に比較して薄くかつよつ光輝した (Photo 14)。まさ目切片で師部繊維が少し斜めにそがれた部分でフィブリル傾角を主消光位から測定した結果、内層では30°~40°、外層では60°~70°で互いに走行方向が逆であった。どの師部繊維群においても師部繊維の壁層構造およびフィブリル傾角はおおむね同様であった。

しかし傾斜した幹の上側から採取した試料の一部に、サフラニンおよび酢酸メチルグリーンによる染まり方に差のある3~5の層を持つ師部繊維が観察され (Photo 15)、それらは偏光顕微鏡下では、光輝の度合が異なる3~5の層として観察された。またアテ材の出来ている枝の二次師部では、ほとんどすべての師部繊維がこのような多層構造を持っている例も認められた。以上のことから多層構造は重力の影響によると推定できるが、CASPERSON は *Populus*<sup>10)</sup> ではそのような影響が現われないとしており、このことに関してはさらに検討する必要がある。

このように師部繊維ならびに前に述べた sclereid などの師部の厚壁細胞には通常 木部 要素では見られないような顕著な特徴が現われている。これらについての研究は樹皮あるいは師部繊維の利用上重要であるばかりでなく、植物細胞壁の構造とその形成の研究上からも興味あるものである。しかし師部における各要素の発達は木部よりもはるかに複雑であるから、師部要素の壁構造の研究には、本研究で試みたようにまずその発達過程についての知見を得ることからはじめて

ゆくべきであろう。

## 引用文献

- 1) CHEADLE, V. I. and ESAU, K.: Secondary phloem of *Liriodendron tulipifera*, Univ. Calif. Publs. Bot., **36**, 143—252, (1964)
- 2) EVERT, R. F.: Phloem structure in *Pyrus communis* L. and its seasonal changes, Univ. Calif. Publs. Bot., **32**, 127—194, (1960)
- 3) EVERT, R. F.: Ontogeny and structure of the secondary phloem in *Pyrus malus*, Amer. J. Bot., **50**, 8—37, (1963)
- 4) CHANG, Y. P.: Anatomy of common North American pulpwood barks, Tappi Monogr. Ser. No. 14, (1954)
- 5) 藤田 稔・佐伯 浩・原田 浩: ヨウ素染色によるエポキシ包埋切片の光学顕微鏡的観察法, 京大演報, No. **43**, 294—304, (1972)
- 6) ESAU, K.: Plant anatomy 2nd ed., New York, John Wiley & Sons, (1965)
- 7) 今川一志・石田茂雄: ハリギリ (*Kalopanax pictus*) の2次師部の発達に関する研究, 北大演報, **30** (1), 145—162, (1973)
- 8) EVERT, R. F., DAVIS, J. D., TUCKER, C. M. and ALFIERI, F. J.: On the occurrence of nuclei in mature sieve elements, Planta (Berl.), **95**, 281—296, (1970)
- 9) 宮川 誠・藤田 稔・佐伯 浩・原田 浩: スギの二次師部構成要素の細胞壁構造, 京大演報, No. **45**, 181—191, (1973)
- 10) CASPERSON, G.: Veränderung des Zellwandbaues von Bastfasern durch Schwerkrafteinfluß, Flora, Abt. A. Bd. **160**, S., 104—108, (1969)

## Résumé

Development and differentiation of the secondary phloem and the morphological changes after maturation were studied in *Populus euramericana* GUINIER. Thin sections about 2  $\mu$  and 5  $\mu$  thick were taken from epoxy-embedded materials. The former sections were observed with Fujita's iodine staining method and the latter with safranin staining.

1) The secondary phloem developed in the alternate sequence from sieve tubes-parenchyma band (SP) to fibers band (F) (Photos 1, 2, 3, 4). Secondary phloem development usually began with SP differentiation and ended with F differentiation. The number of fibers groups in a growth increment was variable, but there was a tendency that the first fibers group ( $F_1$ ) was wider and made a more continuous tangential band than later ones ( $F_2$ ,  $F_3$ ). From these facts growth increments were distinguishable in the secondary phloem (Table 1).

2) In the dormant cambial zone, phloem cells which stopped further differentiation after an unequal cell division were observed (photo 5). It may be considered that these divided cells would differentiate into sieve elements and companion cells respectively, at the beginning of next spring.

3) Dense spherical nuclei were usually found in mature sieve elements, most frequently near the sieve plate, and they had different appearances from the nuclei in differentiating sieve elements (Photos 6, 7). In the dormant phloem the nuclei in mature sieve elements became swollen and dissolved (Photo 8).

4) Phloem rays changed their form considerably in different parts of the secondary phloem (Photos 7, 8, 9, 10). They dilated obviously in the outer part of the secondary phloem. Most of the sclereids originated from ray cells (Photos 10, 11).

5) After fiber primordia were separated from the cambium by the enlarging sieve tubes (Photo 2), they underwent intrusive elongation and matured within the growing season (Photo 3, 4). Phloem fibers groups were always surrounded by crystal-containing sclerified

cells.

6) Phloem fiber walls were observed to be of two layers under the crossed nicols (Photo 10). The fibril angle of the inner layer measured by polarizing microscope was  $30^{\circ}$  to  $40^{\circ}$ , and that of the outer layer was  $60^{\circ}$  to  $70^{\circ}$  in the opposite direction to the inner layer.

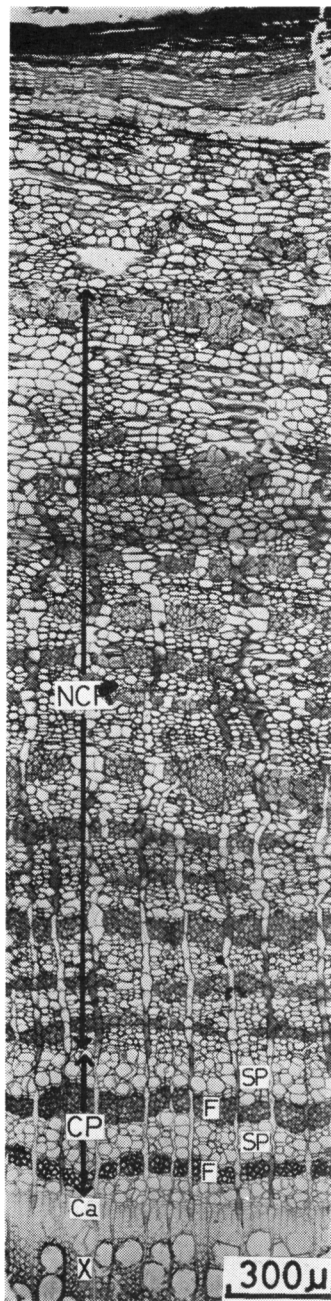


Photo 1 : Tangential bands of fibers (F) alternate with tangential bands containing sieve tubes, companion cells and phloem parenchyma cells (SP). Sieve tubes are collapsed radially in the nonconducting phloem (NCP). CP : conducting phloem, C : cambial zone, X : xylem. Collected July 18, 1973.

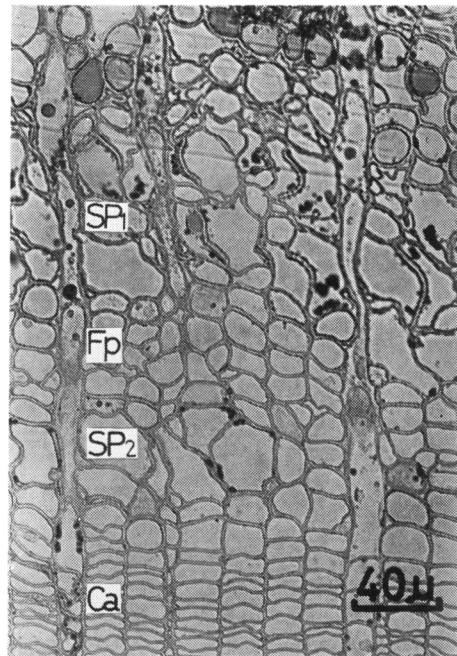


Photo 2 : Fiber primordia (Fp) are separated from the cambium by the differentiation of the second SP band (SP<sub>2</sub>). Collected May 15, 1973.

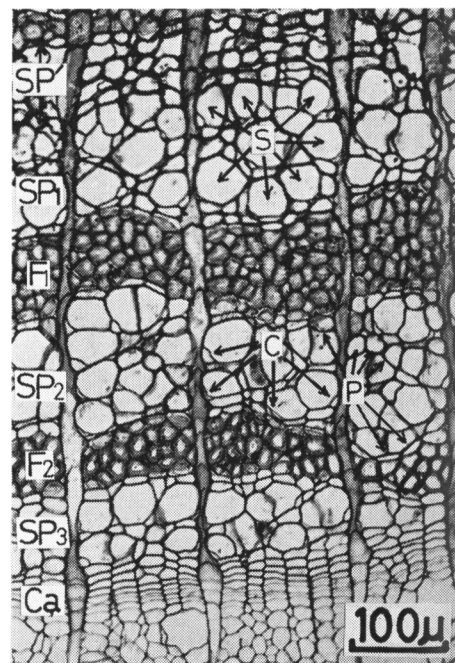


Photo 3 : The second F band (F<sub>2</sub>) is undergoing cell wall thickening and the third SP band (SP<sub>3</sub>) is differentiating. S : sieve tube, C : companion cell, P : phloem parenchyma, SP' : SP band formed in the previous year. Collected July 18, 1973.

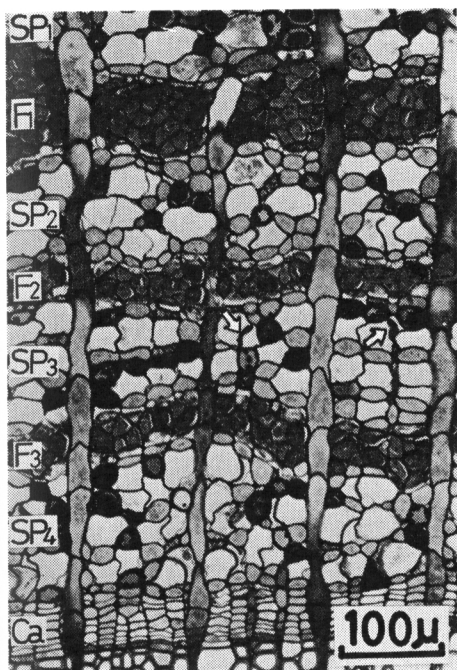


Photo 4 : Dormant phloem. Collected December 1, 1973.

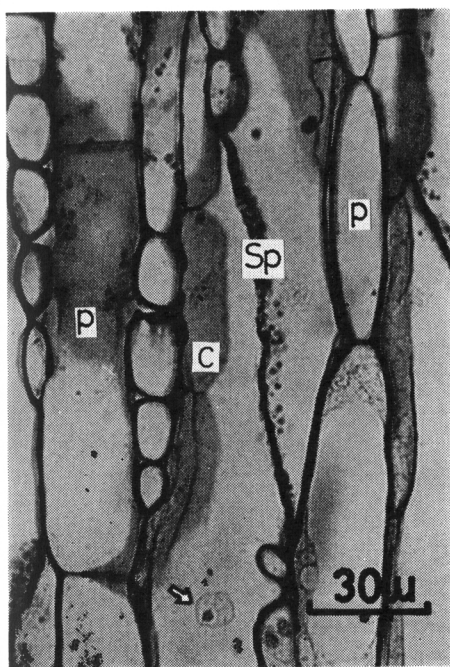


Photo 6 : Differentiating sieve tube with nucleus (arrow) in a tangential section. Sp : sieve plate, C : companion cell, P : phloem parenchyma.

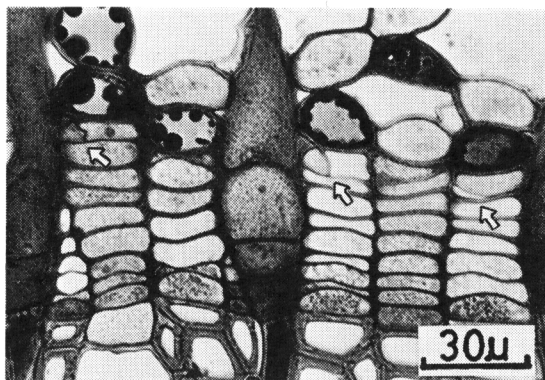


Photo 5 : Dormant cambial zone. Cell division occurred at the phloem side cells is shown (arrows). Collected December 1, 1973.

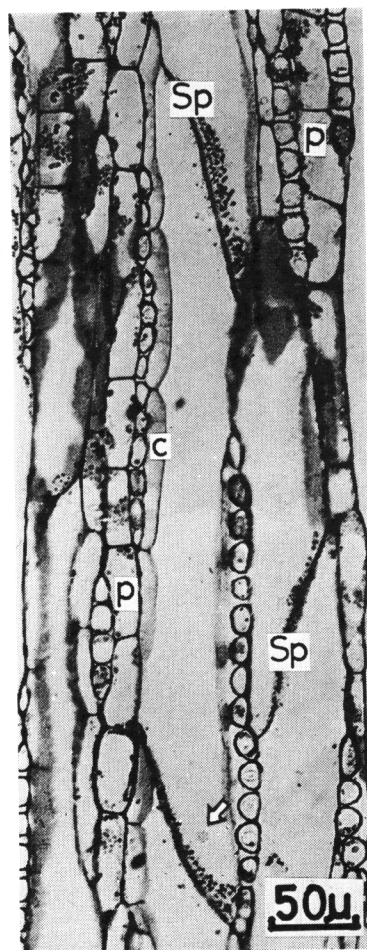


Photo 7 : Sieve tubes in the conducting phloem in a tangential section. Dense spherical nucleus (arrow) is seen near the sieve plate (Sp). Ray cells are round to longitudinally oval and intercellular spaces are evident. C : companion cell, P : phloem parenchyma.



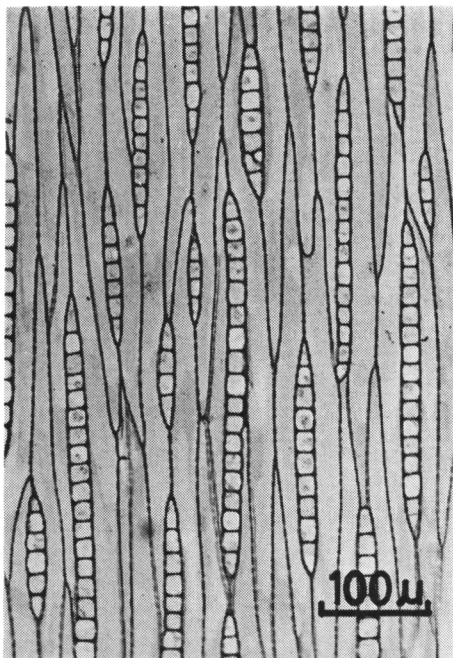


Photo 8 : Tangential section of cambium. Note the ray cells being square.

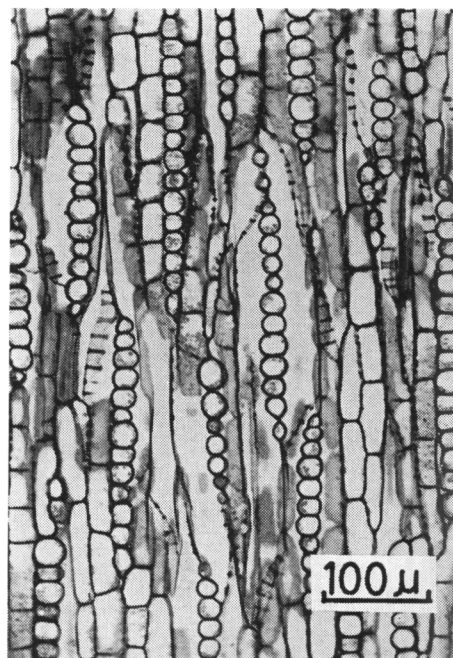


Photo 9 : Tangential section of the inner part of the nonconducting phloem. Note the ray cells being round.



Photo 10 : Tangential section of the outer part of the nonconducting phloem. Ray cells become transversely oval and are arranged multiseriately at the dilated parts.



Photo 11 : Ray cells tend to become sclerotic at the parts where they penetrate the tangential bands of phloem fibers.

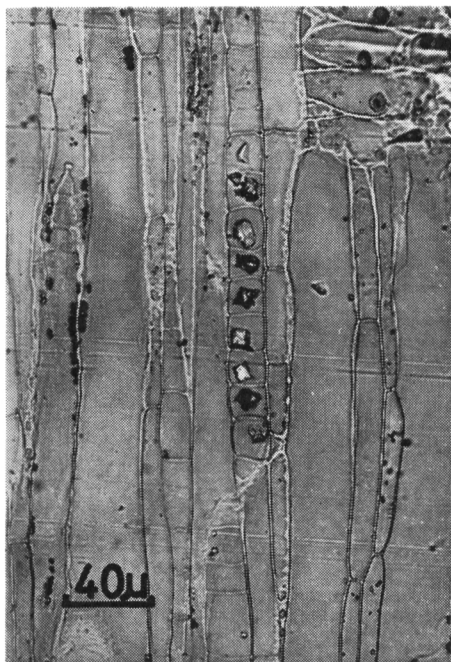


Photo 12: Differentiation of crystalliferous strand in a radial section at the same stage shown in photo 2.

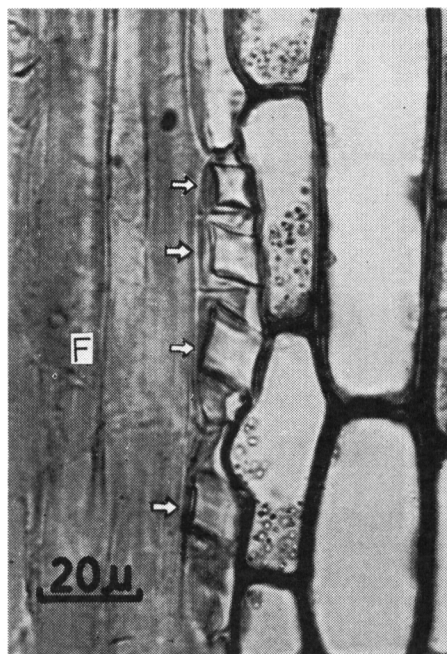


Photo 13: Crystalliferous strand in a radial section. It consists of crystal-containing sclerified cells (arrows). F: phloem fiber.

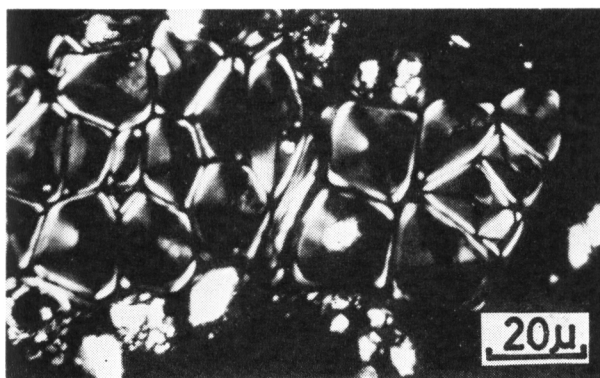


Photo 14: A polarizing micrograph of phloem fibers. The thin outer layer and the thick inner layer are shown.

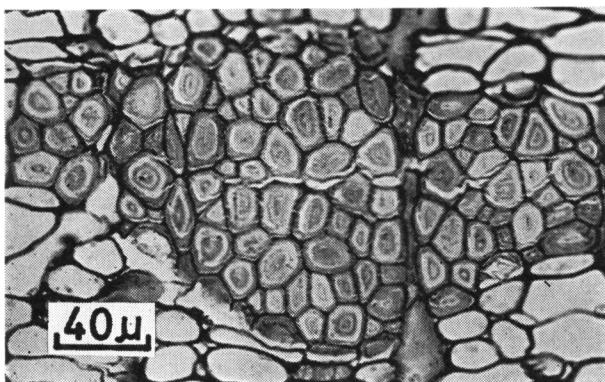


Photo 15: Phloem fibers with 3 to 5 layers, observed in the outer part of the secondary phloem. Staining, safranin.